



**Agro** DIVULGAÇÃO AGRO 556  
Nº 1 2007

# A planta de framboesa

Morfologia e fisiologia



Novembro 2007

## **DIVULGAÇÃO AGRO 556**

**Novembro, 2007**

**Edição no âmbito do Projecto PO AGRO DE&D N° 556  
“Diversificação da produção frutícola com novas espécies  
e tecnologias que assegurem a qualidade agro-alimentar”**

**Coordenação**

▶ **Pedro Brás de Oliveira (INRB / ex-EAN/DPA)**

**Composição e Grafismo:**

▶ **Francisco Barreto (INRB / ex-EAN/DPA)**

**Impressão e Encadernação**

▶ **INRB / ex-EAN/DPA**

▶ **Tiragem - 50 exemplares impressos**

**100 exemplares em formato digital**



# **A PLANTA DE FRAMBOESA**

## **Morfologia e fisiologia**

Folhas de Divulgação AGRO 556  
Nº 1

**Autor:**

- ▶ Pedro Brás de Oliveira (INRB / ex-EAN/DPA)

**Co-autores:**

- ▶ Teresa Valdivieso (INRB / ex-EFN)
- ▶ Ana Esteves (ISA / INRB)
- ▶ Mariana Mota (ISA)
- ▶ Luís Lopes da Fonseca (INRB / ex-EAN/DPA)

## Índice

	<b>Pág.</b>
<b>1 Botânica.....</b>	<b>3</b>
<b>2 Biologia da planta.....</b>	<b>5</b>
2.1 O sistema radicular.....	5
2.2 O caule.....	6
2.3 As folhas.....	8
2.4 O ramo de fruto.....	8
2.5 As flores e os frutos.....	10
<b>3 Ciclo biológico.....</b>	<b>12</b>
3.1 Os gomos radiculares.....	13
3.2 Os gomos axilares.....	14
3.3 Dormência e atempamento.....	16
3.4 Indução e diferenciação floral.....	17
3.5 Forma da canópis – competição entre fase vegetativa e fase reprodutiva.....	19
3.6 Translocação e repartição de fotoassimilados.....	22
3.7 Padrão de variação dos hidratos de carbono e proteínas.....	23
<b>4 O melhoramento da framboesa.....</b>	<b>24</b>
4.1 Principais objectivos do melhoramento da framboesa vermelha.....	24
4.2 Metodologias utilizadas no melhoramento.....	27
4.3 Propagação e direitos sobre o material vegetal.....	28
4.4 O melhoramento da framboesa remontante.....	29
<b>5 Referências bibliográficas.....</b>	<b>32</b>

## 1. Botânica

As plantas de framboesa pertencem à família das *Rosaceae*, género *Rubus*, que inclui plantas herbáceas, perenes e bienais e está subdividido em elevado número de subgéneros. As diferenças nos hábitos de frutificação têm sido utilizadas pelos sistematistas para delimitarem subgéneros. Considera-se a existência de 12 subgéneros (Quadro I).

### Quadro I

Subdivisão do género *Rubus* em 12 sub-géneros<sup>[1]</sup>

Subgénero	Nº de espécies	Interesse	Exemplo
<i>Chamaemorus</i>	1	Frutos colhidos na Natureza	<i>R. chamaemorus</i> L.
<i>Dalibarda</i>	5	Baixo	
<i>Chamaebatus</i>	5	Baixo	
<i>Comaropsis</i>	2	Baixo	
<i>Cylactis</i>	14	Melhoramento	<i>R. articus</i> L.
<i>Orobatus</i>	19	Baixo	
<i>Dalibardastrum</i>	4	Baixo	
<i>Malacholatus</i>	114	Ornamental	
<i>Anoplobatus</i>	6	Ornamental	
<i>Idaeobatus</i>	200	Muito alto - Framboesas	<i>R. idaeus</i> L.
<i>Lampobatus</i>	10	Baixo	
<i>Eubatus</i>	> 5 000	Muito alto - Amoras	<i>R. fruticosus</i> L. e <i>R. caesius</i> L.

O subgénero *Idaeobatus*, onde estão incluídas as framboesas, ocorre nos cinco continentes, mas tem a sua distribuição centrada fundamentalmente no hemisfério Norte, com especial incidência na Ásia, Europa e América do Norte.

### Quadro II

Espécies de framboesa mais importantes do ponto de vista frutícola

<i>Rubus idaeus</i> subsp. <i>vulgatus</i> Arrhen.; a framboesa vermelha europeia
<i>Rubus idaeus</i> subsp. <i>strigosus</i> Michx.; a framboesa vermelha norte americana
<i>Rubus occidentalis</i> L.; a framboesa preta
<i>Rubus neglectus</i> Peck.; nesta espécie estão incluídas as framboesas púrpura e híbridos das framboesas vermelhas norte americanas com as framboesas pretas <sup>[2]</sup>

Existem diferenças morfológicas e de distribuição geográfica entre as espécies americana e europeia, o que justifica a sua separação. No entanto são ambas ecótipos da *Rubus idaeus* L. (Quadro II). A *R. idaeus* subsp. *vulgatus* é a forma diplóide europeia que se estende do círculo polar às montanhas do Cáucaso na Ásia Menor. A *R. idaeus* subsp. *strigosus* é a forma diplóide da América do Norte e da Ásia de Leste. A principal diferença morfológica entre estas duas espécies encontra-se na inflorescência e na forma do fruto. No melhoramento das framboesas não foi utilizada a indução à poliploidia, pelo que as formas cultivadas se encontram muito próximas das selvagens. As plantas selvagens diferem essencialmente das cultivadas pelas seguintes características:

- Produzem maior número de lançamentos por planta
- Os lançamentos são mais pequenos e finos
- Os frutos são mais pequenos e de menor coesão
- O sabor e aroma são por vezes melhores

A framboesa vermelha floresce no Verão após um ano de crescimento vegetativo e de passar por um período de dormência durante o Inverno<sup>[3]</sup>. No entanto, existe um grupo de plantas de framboesa vermelha que possui como característica particular, o poder florir nos lançamentos do ano durante o fim do Verão princípio do Outono – a framboesa remontante<sup>[4]</sup>.

A característica remontante é determinada quantitativamente por genes actuando de uma forma aditiva ou complementar, variando a sua expressão de cultivar para cultivar<sup>[5]</sup>. Uma cultivar é considerada remontante quando a diferenciação floral dos gomos ocorre durante o período de crescimento, em contraste com a framboesa não remontante em que a diferenciação só ocorre após o fim do crescimento<sup>[4][6][7]</sup>. Do ponto de vista prático estamos perante uma framboesa remontante quando a produção em lançamentos do ano assume valor comercial.

## 2. Biologia da planta

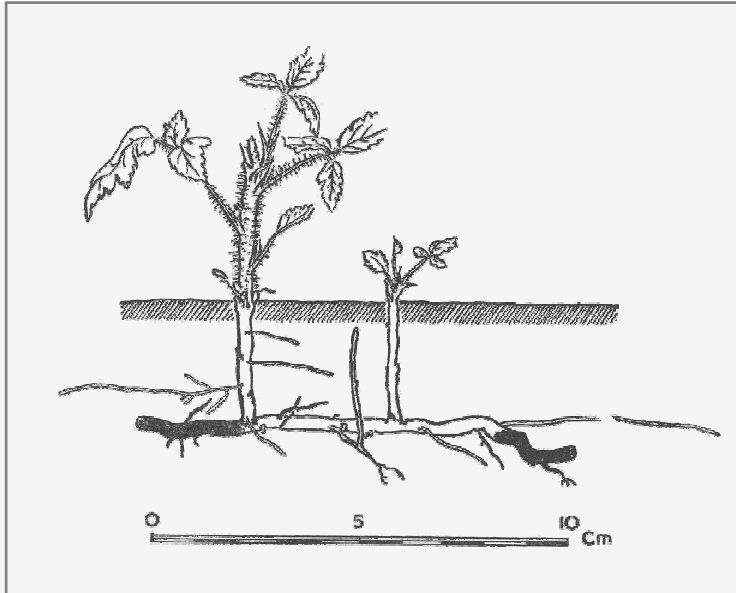
### 2.1. O sistema radicular

O sistema radicular da framboesa é fasciculado, desenvolvendo-se na sua maior parte nos primeiros 25 cm do solo, constituindo a estrutura perene da planta. As raízes podem apresentar até 20 mm de diâmetro, sendo no entanto a espessura de 3 a 4 mm a mais frequente. As raízes são mais grossas junto à base dos lançamentos, não parecendo existir nenhuma relação directa entre o comprimento e o diâmetro<sup>[8]</sup>.

A disposição das raízes no solo é assimétrica, sendo influenciada pela competição entre plantas bem como pela rega e a adubação. Em algumas zonas do solo as raízes podem ser extremamente frequentes e noutras estar completamente ausentes. No entanto, a localização da maior quantidade de raízes dá-se junto à zona de renovo dos lançamentos. É do sistema radicular que todos os anos surgem novos lançamentos. Estes podem ter origem em gomos radiculares ou gomos dormentes da base dos lançamentos<sup>[3]</sup>. Com o envelhecimento da planta a sucessiva renovação dos lançamentos por gomos da base origina a formação de uma toija.

As raízes apresentam um pico de crescimento em pleno Verão, influenciado pela temperatura do solo<sup>[9]</sup>. Existe, por isso, um crescimento concorrencial entre as raízes e os lançamentos. Uma raiz saudável tem um aspecto firme, variando a cor de um amarelo pálido a castanho-escuro, dependendo da idade e da cultivar. Um sinal de falta de vigor das raízes é um aspecto maleável e demasiado escuro<sup>[10]</sup>.

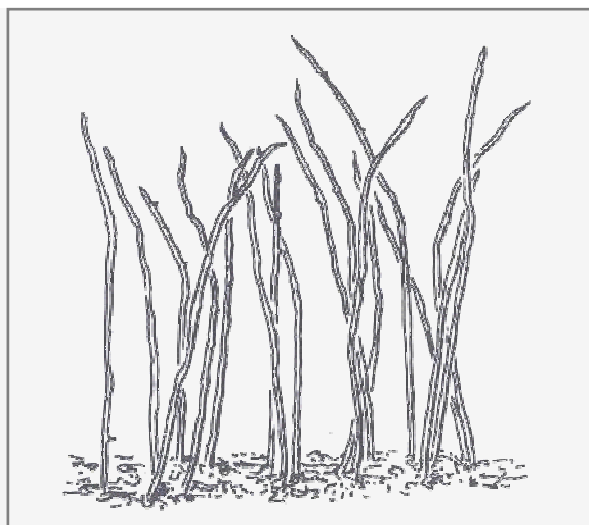
As raízes apresentam gomos adventícios que se desenvolvem no Inverno. Estes gomos podem formar-se em raízes com apenas dois meses de idade. Os gomos aparecem a intervalos irregulares, podendo surgir até 10 por centímetro. São mais comuns nas zonas em que a raiz muda repentinamente de direcção e nas áreas em que a produção de radículas é maior. A posição que assumem na raiz não afecta o seu posterior desenvolvimento, verificando-se a sua separação ao fim de um curto período (Figura 1). A profundidade a que os gomos adventícios podem surgir varia grandemente, podendo ir dos poucos milímetros até aos 90cm<sup>[8]</sup>. O conhecimento da disposição espacial das raízes é de fundamental importância para uma prática cultural correcta.



**Figura 1** – Produção de plantas a partir de gomos de raiz<sup>[10]</sup>.

## 2.2. O caule

Os caules da framboesa (lançamentos) são geralmente de forma cilíndrica, podendo ser lisos ou ostentar acúleos e pelos. Os acúleos podem apresentar diversas formas e tamanhos, variando muito a sua densidade. Estes caracteres são extremamente importantes sob o ponto de vista taxonómico e na susceptibilidade a algumas doenças (Figura 2).

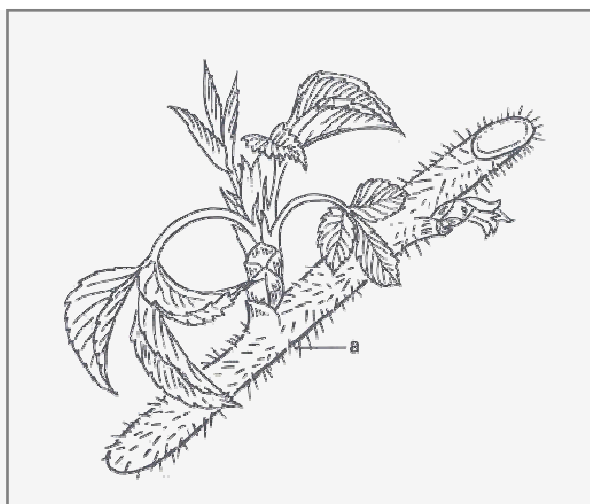


**Figura 2** – Aspecto geral dos lançamentos de framboesa durante o Inverno<sup>[11]</sup>.



O ritmo de produção de nós varia entre limites muito próximos ao longo de toda a época de crescimento. A taxa de alongamento dos entre-nós é variável com a cultivar e consideravelmente influenciada pelas condições de crescimento. Assim, nas framboesas não remontantes, o número de nós presentes na zona de colheita (abaixo dos 150 cm) pode ser pequeno quando os lançamentos são muito compridos devido a um crescimento muito rápido. Já o número de nós pode ser elevado se o crescimento for moderado. Assim, na base e topo dos lançamentos existe maior número de nós por unidade de comprimento dado que os nós se formaram sob condições de alongamento menos favoráveis, ou seja, no início e fim da estação. A zona intermédia do lançamento tem menos nós por unidade de comprimento porque se formou durante um período de alongamento rápido.

A maioria das framboesas tem apenas um gomo axilar por nó, sendo todos eles potencialmente frutíferos<sup>[12]</sup> (Figura 3). No entanto, pode desenvolver-se um gomo secundário com vigor igual ao gomo principal. Algumas cultivares podem apresentar noventa a cem por cento de gomos secundários. Quando as condições de crescimento são favoráveis, é possível o aparecimento de laterais a partir de gomos primários, de secundários e de terciários<sup>[13]</sup>



**Figura 3** – Aspecto geral de um gomo em lançamento de framboesa<sup>[11]</sup>.

Os gomos axilares do primeiro ano de crescimento dão origem, no segundo ano, aos ramos de fruto das framboesas remontantes e não remontantes. Em cultivares vigorosas e com plantas recém plantadas é possível a evolução de gomos axilares para ramos vegetativos. Este facto aumenta a capacidade produtiva da planta numa fase em que esta ainda não foi capaz de produzir um adequado número de lançamentos. A produção deste tipo de ramos é mínima ou completamente ausente em plantas bem estabelecidas. Algumas cultivares remontantes podem ser podadas neste sentido, especialmente se forem bastante precoces. A ocorrência de ramos vegetativos está fortemente correlacionada com a antecipação da floração outonal<sup>[1]</sup>.

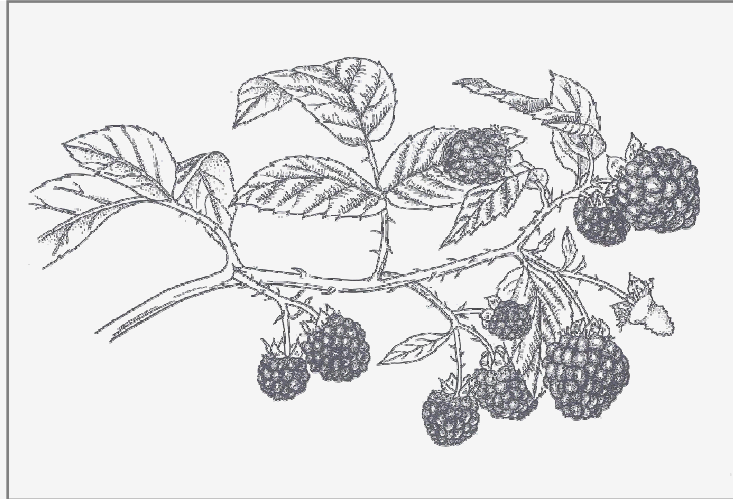
### **2.3. As folhas**

As folhas podem assumir diversas formas consoante as cultivares. Normalmente as folhas jovens e as dos ramos de fruto são trifoliadas, apresentando as folhas adultas cinco folíolos. As folhas são glabras sem estomas na página superior. A página inferior apresenta grande número de estomas. A regulação dos estomas em função das condições ambientais é mais eficiente nos lançamentos do ano, uma vez que se está a processar a formação contínua de folhas sobre as folhas dos lançamentos de segundo ano. Esta diferença deve-se, assim, ao progressivo ensombrar dos lançamentos de segundo ano pelos lançamentos do ano. No entanto, a capacidade respiratória das folhas é igual nos dois tipos de lançamento (para áreas foliares equivalentes)<sup>[14]</sup>. As framboesas são capazes de absorver água pelas folhas e movimentá-la quer no sentido ascendente quer descendente, sendo a capacidade condutora da água superior às necessidades da planta<sup>[15]</sup>. Na maioria das cultivares dá-se a queda das folhas no Outono.

### **2.4. O ramo de fruto**

No início do desenvolvimento do gomo floral ocorre a formação de um eixo que com o seu desenvolvimento dá origem a primórdios florais no seu ápice. Com o decorrer do desenvolvimento vão-se formando, na axila dos primórdios foliares, eixos secundários que por sua vez dão origem a novas flores. Assim cada gomo dormente contém uma inflorescência complexa, composta por uma inflorescência terminal e

varias inflorescência secundárias<sup>[16]</sup>. O ramo de fruto pode apresentar várias inflorescências, variando o seu número com a época em que se deu a diferenciação floral (Figura 4).



**Figura 4** – Aspecto geral de um ramo de fruto de framboesa<sup>[11]</sup>.

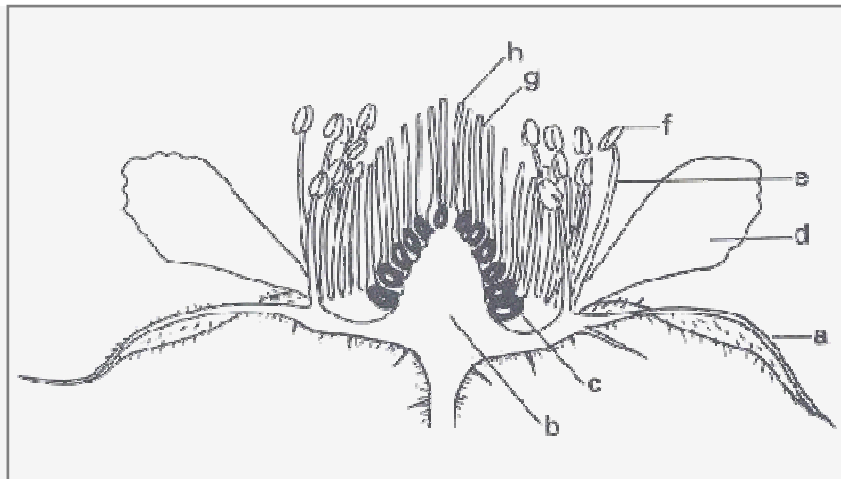
O número de frutos presentes num ramo de fruto varia consideravelmente, quer seja porque existiam poucas flores ou porque poucas flores vingaram e evoluíram para fruto. O desenvolvimento do processo que leva à formação do fruto pode ser interrompido a qualquer momento, quer seja em botão, em flor ou mesmo no estado de fruto imaturo.

Normalmente os ramos de fruto são tanto maiores quanto mais próximos estão da base do lançamento, apresentando também nesse caso maior número de nós. Contudo, o número de frutos e o número total de flores não varia significativamente com a posição no lançamento. Alterações nas práticas culturais, nas condições ambientais e na própria idade da planta podem afectar a expressão destas duas características: comprimento e número de nós por ramos de fruto<sup>[17]</sup>. Parece razoável esperar que existam diferenças entre os ramos de fruto localizados nos vários níveis de um lançamento, uma vez que sendo a diferenciação floral desfasada no tempo, os ramos de fruto podem ter-se diferenciado sob distintas condições de ambiente.

## 2.5. As flores e os frutos

A espécie *Rubus idaeus* produz uma inflorescência definida, do tipo cimeira, em que o eixo principal é encimado por uma flor. A floração inicia-se no ápice, seguida das outras flores que aparecem sucessivamente em direção à base, em ráquis secundários. O número de flores por inflorescência é muito variável. Algumas espécies podem produzir flores solitárias, mas a maioria produz conjuntos que variam entre 3 e 75 flores por inflorescência<sup>[18]</sup>.

As flores de framboesa (Figura 5) têm aproximadamente 2,5 cm de diâmetro e são hermafroditas, possuindo geralmente cinco sépalas e cinco pétalas. Este número pode, no entanto, variar em função do genótipo.



**Figura 5** – Pormenor de uma flor de framboesa em corte radial-longitudinal<sup>[11]</sup>.  
a) bráctea; b) receptáculo; c) ovário; d) pétala; e) filete;  
f) antera; g) estilete; h) estigma.

As pétalas são geralmente pequenas e brancas, podendo ocasionalmente ocorrerem de cor rosa ou avermelhada. Os carpelos encontram-se sobre um receptáculo carnudo, envolvidos por anéis de estames, inseridos no cálice.

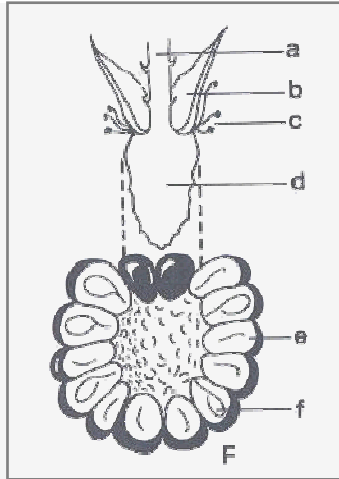
Em 13 cultivares de framboesa observou-se que o número de carpelos por flor varia entre 56 e 121, com uma média de 100<sup>[18]</sup>. Os estames são numerosos variando entre 70 e 90. Os estiletos são em menor

número que os estames, encontrando-se dispostos em espiral na parte terminal do receptáculo. O tamanho e forma do receptáculo determinam o tamanho e forma do fruto. Os grãos de pólen variam em tamanho e número de poros. As flores segregam grandes quantidades de néctar, através de um anel carnudo na margem do receptáculo e dentro do anel de estames, podendo produzir até cerca de 1,4 mg de açúcares por dia, e um total de 13 mg de néctar durante todo o período de floração<sup>[19]</sup>. Este néctar rico e abundante juntamente com o pólen é altamente atractivo para os insectos polinizadores. Apesar de várias espécies de insectos visitarem as flores de framboesa, a abelha doméstica é considerada o principal e mais eficiente polinizador.

A floração pode ocorrer durante 1 a 3 semanas. Quando a flor abre, as anteras estão imaturas, com os filamentos curvados sobre os estiletos e estigmas imaturos. Posteriormente, os estames externos curvam-se para o exterior em direcção às pétalas e as anteras iniciam a deiscência. À medida que a deiscência progride para o interior da flor, o receptáculo expande-se, os estiletos alongam-se e os estigmas tornam-se receptivos. A queda das pétalas inicia-se 1 ou 2 dias após a abertura da flor.

A redução no grau de autogamia resulta fundamentalmente de fenómenos de auto incompatibilidade e não da redução da fertilidade do pólen<sup>[20]</sup>. No entanto, em ambos os casos verifica-se um aumento do peso dos frutos quando as flores são visitadas por insectos.

Após a fertilização o ovário desenvolve-se formando uma drupéola, ou seja uma mini drupa que se desenvolve a partir de um ovário. O fruto é um agregado de drupéolas formado pela junção de um grande número de ovários todos da mesma flor e aderentes a um receptáculo comum. Como cada drupéola é por si só um fruto perfeito, a framboesa forma um fruto múltiplo de drupas (Figura 6).



**Figura 6** – Pormenor de um fruto de framboesa<sup>[11]</sup>.

a) pedunculo; b) cálice; c) anteras secas; d) receptáculo;  
e) drupéola; f) semente.

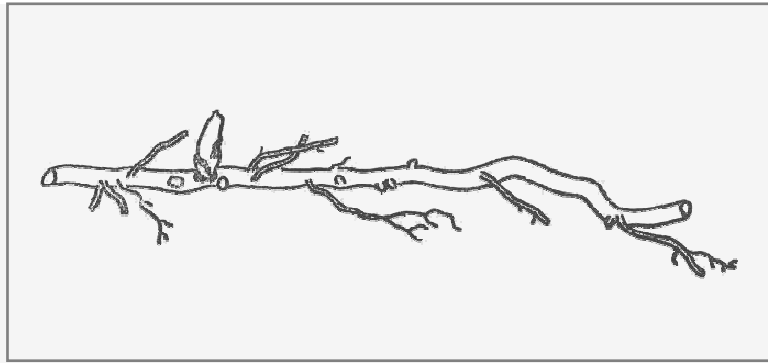
A coesão das drupéolas depende da área de contacto com o receptáculo, do seu número e da pubescência da sua epiderme<sup>[21]</sup>. Com a maturação forma-se uma camada de abscisão no ponto de união entre as drupéolas e o receptáculo, ficando este último ligado à planta após a abscisão do fruto. Os frutos assim formados são extremamente frágeis devendo ser evitado o seu excessivo manuseamento. Os frutos devem ser colhidos durante as primeiras horas do dia, imediatamente refrigerados (2 °C e 95% de humidade relativa) e enviados para os circuitos de comercialização no período máximo de 24 horas.

### 3. Ciclo biológico

O ciclo de crescimento das framboesas tem início quando se dá o desenvolvimento dos gomos situados abaixo do nível do solo. Podem desenvolver-se dois tipos de gomos, os gomos de raiz e os gomos axilares dos lançamentos na zona de substituição.

### 3.1. Os gomos radiculares

Estes gomos são extremamente abundantes ao longo das raízes, porém o seu abrolhamento só se produz durante o período que decorre entre o fim do Verão e a Primavera<sup>[10]</sup>(Figura 7). Podem assim distinguir-se dois grupos de lançamentos de raiz consoante a época em que emergem, Outono ou Primavera<sup>[22]</sup>.



**Figura 7** – Pormenor de um gomo radicular de framboesa<sup>[10]</sup>.

Nos lançamentos de Outono dá-se o alongamento do ponto vegetativo até à superfície do solo onde se forma uma roseta de folhas a sua volta. O comprimento deste novo lançamento e o desenvolvimento da roseta de folhas depende das condições climáticas que prevalecem quando se dá a emergência. Os que emergem cedo no Outono possuem rosetas bem formadas, os mais tardios não possuem folhas bem desenvolvidas, observando-se apenas um pequeno gomo junto ao solo. Em ambos os casos estes novos rebentos tornam-se dormentes.

Durante a Primavera também se observa a formação de lançamentos a partir da raiz. No entanto, não há a formação da roseta de folhas uma vez que as condições são favoráveis ao crescimento contínuo do lançamento. O comportamento destes dois tipos de lançamentos, é no entanto igual, tenham ou não sofrido um período de dormência.

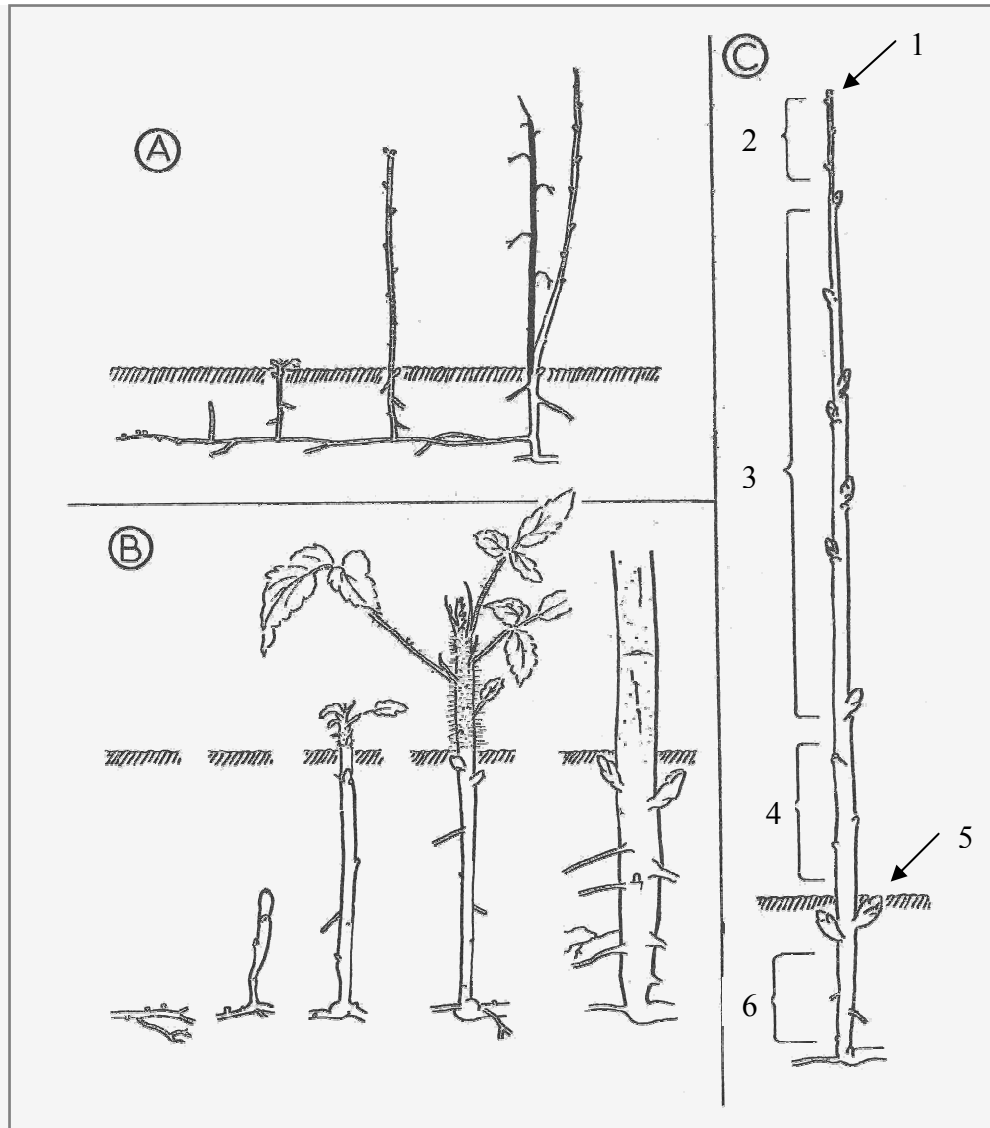
### **3.2. Os gomos axilares**

Os gomos axilares que se encontram abaixo da superfície do solo, na denominada zona de substituição, são especializados e de maior tamanho que todos os outros. Estes gomos dão origem todos os anos aos lançamentos de reposição. O seu crescimento inicia-se na Primavera e continua até que os lançamentos atinjam o seu desenvolvimento completo.

Os gomos da raiz podem passar o Inverno dormentes. Pelo contrário, os gomos axilares da zona de substituição nunca ficam completamente dormentes, não necessitando por isso da acção do frio para evoluírem. Lançamentos de ambas as origens podem surgir durante toda a época de crescimento. O número de lançamentos por unidade de área aumenta até ao segundo ano de idade de uma plantação, decaindo nos anos seguintes. A produção de frutos não atinge o seu máximo antes do quarto ano<sup>[23]</sup>.

As plantas de framboesa têm uma grande capacidade de colonizar todo o espaço disponível, sendo impossível, ao fim de um certo período de tempo, distinguir qual a ordem ou origem de determinado lançamento. As framboesas formam, assim, tufos densos com lançamentos provenientes dos gomos de raiz e da zona de substituição (Figura 8).





**Figura 8** - Esquema das diferentes fases e partes constituintes de um lançamento de framboesa não remontante<sup>[10]</sup>. A - Os vários estados de desenvolvimento dos lançamentos. B - Crescimento de um gomo radicular, onde são visíveis os gomos de substituição ao nível do solo. C - Os diferentes tipos de gomos num lançamento de framboesa não remontante: 1 - gomo terminal; 2 - gomos imaturos; 3 - gomos frutíferos; 4 - gomos dormentes aéreos; 5 - gomo de substituição; 6 - gomos dormentes subterrâneos.

Os lançamentos das framboesas remontantes são geralmente mais curtos que os das não remontantes, uma vez que ocorre a floração apical que impede a continuação do seu crescimento. Pelo contrário, nas framboesas não remontantes, com o abaixamento da temperatura e a redução das horas de luz no Outono, o crescimento cessa, mas as folhas continuam a expandir-se dando-se então a formação de uma roseta de folhas na ponta dos lançamentos.

### **3.3. Dormência e atempamento**

Nas framboesas a diferenciação floral é basípeta. Inicia-se sempre do topo para a base dos lançamentos e da flor terminal do gomo para as flores das axilas das brácteas, em resposta às condições de luz e temperatura<sup>[12][16]</sup>. No seu conjunto surge por cada gomo floral uma inflorescência uni-pauciflora com uma pequena cimeira terminal<sup>[24]</sup>. O período de endodormência nas framboesas é relativamente curto estando a sua duração e intensidade dependente das condições ambientais durante o crescimento, idade das plantas e diferenças genéticas entre cultivares<sup>[25]</sup>. Ainda existe alguma controvérsia sobre as necessidades em frio das framboesas remontantes quando em cultura anual. No entanto, diversos estudos demonstram que os gomos da base dos lançamentos devem passar por um período de baixas temperaturas para que a floração e conseqüente frutificação seja abundante<sup>[26][27][28]</sup>. A expressão da característica remontante está dependente da duração da estação de crescimento e das temperaturas outonais que a influenciam quantitativamente<sup>[4]</sup>.

Quando as framboesas não remontantes são plantadas em condições de Inverno ameno, os lançamentos apresentam poucos ramos de fruto, uma vez que a quebra da dormência não foi obtida. A escolha da cultivar é então extremamente importante, devendo-se escolher cultivares com baixas exigências em frio<sup>[29]</sup>.

O atempamento é uma resposta da planta às condições Outonais. O crescimento cessa, a planta entra em dormência e dá-se uma redução do conteúdo em água dos lançamentos. Esta alteração é acompanhada pelo movimento de reservas entre os lançamentos e a raiz. O conteúdo dos lançamentos em amido é mínimo entre Novembro e Fevereiro sendo então máximo nas raízes<sup>[30]</sup>. O atempamento é de extrema importância

nas framboesas, uma vez que é o responsável pela grande resistência destas plantas ao frio, sendo esta uma das características mais importantes para as zonas produtoras mais setentrionais.

### **3.4. Indução e diferenciação floral**

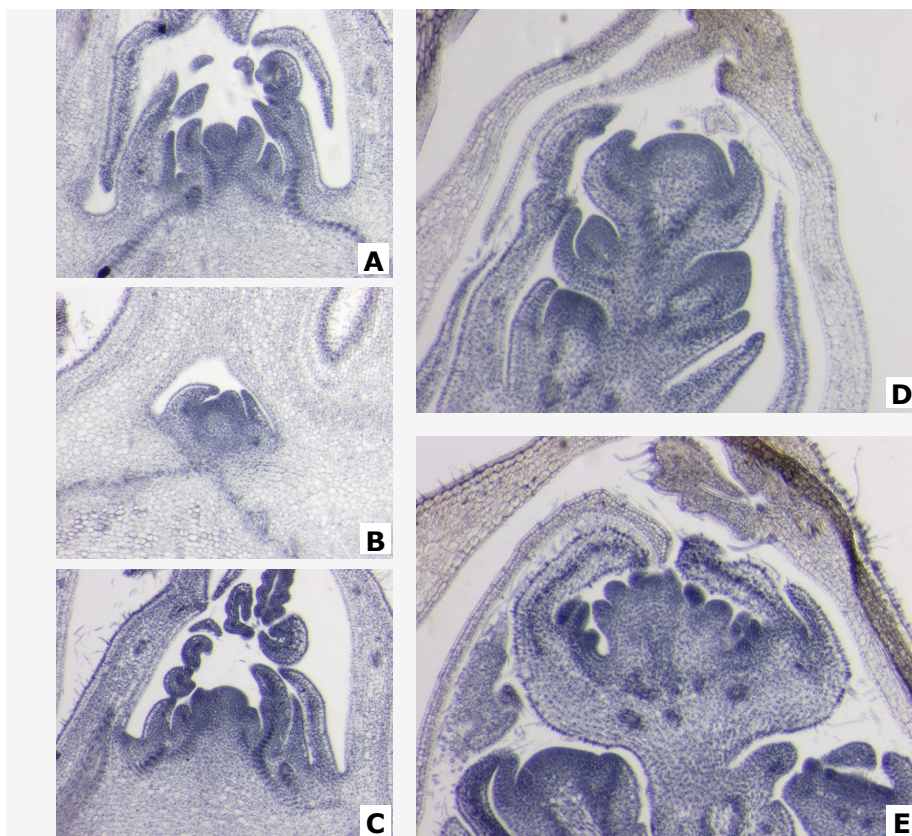
De acordo com trabalhos realizados em framboesas remontantes podemos claramente identificar três fases no processo de formação das flores: indução floral, diferenciação floral e floração.

A indução floral é um processo complexo pelo qual o meristema apical transita do estado vegetativo para o reprodutivo. Este processo consiste numa alteração bioquímica, em consequência de estímulos de natureza diversa, após o qual o gomo vegetativo fica pronto para diferenciar flores.

A fase em que se dá a indução floral varia com a cultivar e parece ocorrer quando o meristema atinge um certo estado fisiológico<sup>[22]</sup>. A altura exacta é controlada pelo comprimento do dia, baixas temperaturas e cessação do crescimento terminal<sup>[6][12][22][31]</sup> e é determinada geneticamente, constituindo a base para a selecção de cultivares remontantes.

A indução floral pode ser reversível, mas a diferenciação floral é irreversível, porque as mudanças morfológicas já ocorreram.

Estas alterações morfológicas são sequenciais e podem ser descritas em quatro estádios: estágio 1 - consiste no alargamento e achatamento do meristema; estágio 2 - surgem pontos de crescimento secundários; estágio 3 - alongamento dos pontos de crescimento e estágio 4 - o ponto terminal forma primórdios de peças florais que posteriormente culminarão na formação do botão floral (Figura 9).



**Figura 9** – Cortes longitudinais de gomos da framboesa "Autumn Bliss" (ampliação 100x).  
A – Vegetativo; B – Estádio 1; C – Estádio 2; D – Estádio 3 e E – Estádio 4.

Nas cultivares remontantes a diferenciação das inflorescências dá-se até que os gomos axilares se tornem dormentes. No entanto, a indução à floração não pára nos gomos situados abaixo da última inflorescência<sup>[26][32]</sup>.

Nos lançamentos do ano das framboesas remontantes as baixas temperaturas não são necessárias à indução floral, mas têm grande influência na data ou fase do crescimento em que se dá a diferenciação. O efeito das baixas temperaturas parece residir no facto de ao induzirem a floração provocam a paragem do crescimento. Nos lançamentos do ano anterior, a indução floral é independente da temperatura, mas é influenciada pelas baixas temperaturas<sup>[26][32]</sup>.

Nas framboesas não remontantes a indução ocorre no Outono, podendo verificar-se ou não a diferenciação dos gomos consoante a cultivar. No

entanto, não há evolução dos gomos que então se tornaram florais. No gomo a diferenciação das diversas partes da flor dá-se de forma acrópeta, com as sépalas a surgirem primeiro, seguidas das pétalas, estames e pistilos<sup>[33]</sup>. A diferenciação inicia-se no gomo terminal e progride de forma basípeta ao longo do lançamento. A diferenciação é interrompida por volta do mês de Novembro voltando a iniciar-se em Janeiro/Fevereiro. Assim, um segundo período de diferenciação ocorre ainda antes da evolução dos gomos. Nesta altura pode haver diferenciação de gomos secundários e terciários dentro de uma mesma axila.

Em média, apenas dois terços dos gomos evoluem para ramos de fruto, em parte devido à dominância dos gomos da parte superior dos lançamentos, ou ainda, devido à formação de condições de sombra. Assim, a probabilidade de um gomo frutificar está relacionada com a sua posição no lançamento. Os lançamentos de maior diâmetro possuem menor número de ramos de fruto. No entanto, estes ramos apresentam maior número de frutos, o que conduz a uma maior produção por ramo que se reflecte na produção total<sup>[34]</sup>.

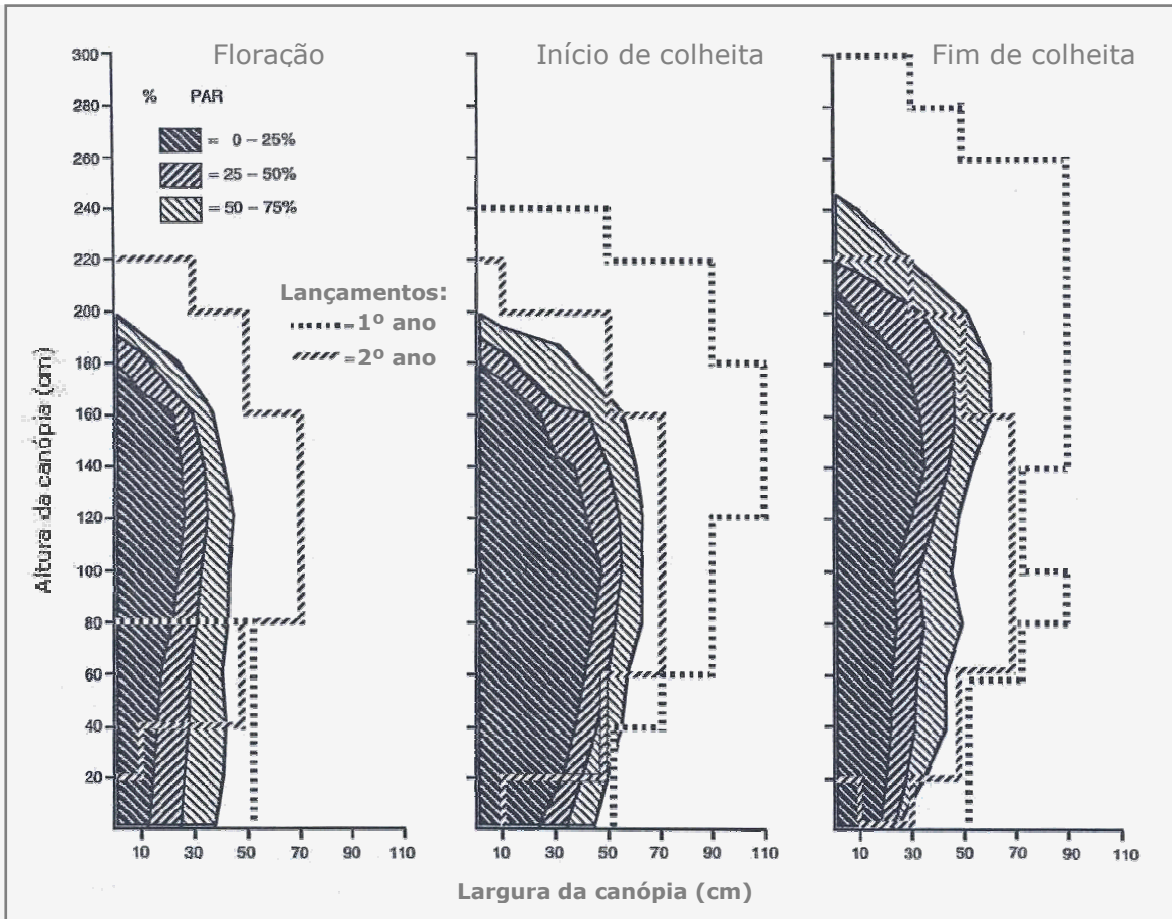
Os factores hormonais envolvidos na indução floral não são ainda correctamente conhecidos, mas é possível que as diferentes respostas dos vários genótipos às condições ambientais sejam devidas a diferente produção de fitoreguladores endógenos. A idade da planta determina o grau em que esta responde às condições ambientais indutivas<sup>[7]</sup>.

### **3.5. Forma da canópia - competição entre fase vegetativa e fase reprodutiva**

Na cultura da framboesa assume particular importância a competição entre lançamentos, factor amplamente estudado em plantações de framboesa não remontante<sup>[35][36][37][38]</sup>. A menor densidade de lançamentos que assegura a máxima produção em cultura de ar livre foi estabelecida em 8 / 12 lançamentos por metro linear na Europa e cerca de 15 lançamentos por metro linear na América do Norte<sup>[39]</sup>. A diferença entre estes valores reduz-se quando os valores são expressos por unidade de área, sendo actualmente aceite o valor de 5 lançamentos por metro quadrado como densidade óptima<sup>[40][41]</sup>. De uma forma geral a redução do número de lançamentos por unidade de área é uma

operação cultural benéfica nesta cultura embora seja uma operação dispendiosa.

Factor intimamente associado à densidade de lançamentos é a sua disposição no espaço restrito de uma cultura em linha. A forma da canópia, estando ligada à competição entre lançamentos, condiciona principalmente o seu ambiente luminoso durante o período vegetativo e produtivo, factor estudado com alguma profundidade em framboesas não remontantes<sup>[42][43][44]</sup>. A sensibilidade da framboesa e a sua resposta a alterações da intensidade luminosa é assunto ainda controverso<sup>[23][45]</sup>. No entanto, todos os autores concordam que uma redução da intensidade luminosa provoca uma quebra acentuada na produtividade da cultura<sup>[39]</sup>. Estudos do microclima da canópia de framboesas não remontantes mostraram que 55 a 60% das flores e frutos se encontravam na zona da canópia sujeita a apenas 25% ou menos da radiação fotossinteticamente activa (*PAR*) sendo esta a zona mais produtiva<sup>[44]</sup>. Estes estudos verificaram também que a produtividade aumentava com a radiação disponível. O vingamento era de 90% em zonas sujeitas a mais de 25% da *PAR* e inferior a 50% em áreas expostas a menos de 25% da *PAR* (Figura 10).



**Figura 10** - Lado poente de uma canópis, de framboesas cultivadas em linhas, em três fases de desenvolvimento da cultura: floração, início de colheita e fim de colheita. Valores de 25, 50 e 75 % da radiação fotossinteticamente activa (PAR). Estão representados os limites espaciais dos lançamentos com 1 e 2 anos<sup>[44]</sup>.

Os lançamentos de segundo ano (frutíferos) são os primeiros a desenvolver a biomassa foliar, através das reservas acumuladas na raiz e nos caules. As folhas transferem depois os fotoassimilados para os frutos, após o que as folhas entram em senescência. O conseqüente decréscimo na área foliar dos lançamentos frutíferos é contrabalançado pelo desenvolvimento da área foliar dos lançamentos do ano (vegetativos). O crescimento dos lançamentos do ano, que é inicialmente realizado à custa das reservas do sistema radicular continua então livremente durante o resto da estação de crescimento. Assim, o aumento da produção está condicionado à forma como a matéria seca é

repartida, estando a competição dependente da separação ou não entre a fase de crescimento dos lançamentos vegetativos e a fase de crescimento dos lançamentos frutíferos.

Nas fases iniciais do crescimento os lançamentos vegetativos são capazes de utilizar parte dos fotoassimilados dos lançamentos frutíferos devido à translocação dos fotoassimilados para a raiz, enquanto não se verifica a senescência do floema<sup>[15]</sup>. É também possível a aplicação de herbicidas com o intuito de controlar a emissão de lançamentos tendo em vista o aumento da produção<sup>[46][47]</sup>.

A conópia de uma plantação de framboesa remontante, em cultura anual, é simplificada pela ausência de competição entre lançamentos vegetativos e frutíferos dado que as duas fases da cultura são temporalmente separadas. Nesta cultura a produtividade fotossintética das folhas dos lançamentos é alterada com o aumento da densidade de lançamentos e agravada pelas condições limitativas de luz e temperatura que se observam no período de Outono<sup>[40]</sup>.

### **3.6. Translocação e repartição de fotoassimilados**

Um sistema de produção pode encontrar-se limitado pela diminuição do fornecimento em fotoassimilados ou, por outro lado, limitado pela sua capacidade em utilizar os produtos da fotossíntese. A eficiência dos sistemas de translocação dos fotoassimilados é ainda outro factor determinante da produção. É geralmente aceite que a parte aérea de uma planta se encontra em competição pelos fotoassimilados com o sistema radicular e que a parte aérea tem prioridade sobre as raízes<sup>[48]</sup>. No entanto, é nas raízes que se encontram as maiores concentrações de hidratos de carbono de reserva<sup>[49]</sup>.

Em condições naturais a competição pelos fotoassimilados na planta de framboesa é minimizada pela separação temporal e espacial entre lançamentos e o crescimento vegetativo durante o período do Outono. Assim, elevados índices de área foliar, permitem à planta regenerar os teores de hidratos de carbono de reserva no sistema radicular<sup>[23]</sup>. Com a introdução da framboesa em cultura, a competição entre lançamentos é aumentada e, com o melhoramento genético das cultivares existentes, a repartição dos fotoassimilados tornou-se mais complexa. Diversos estudos têm sido realizados na tentativa de esclarecer as relações entre



as diversas fases da cultura principalmente em framboesa não remontante<sup>[45][50][51][52][53]</sup>.

Na framboesa remontante a competição por fotoassimilados estabelece-se apenas entre os lançamentos e o sistema radicular durante as diferentes fases do ciclo. Vários estudos confirmaram o movimento descendente dos fotoassimilados logo após o início da floração, estabelecendo que no caso particular da framboesa remontante em cultura anual, a fracção do lançamento que permanece vegetativa tem como principal função fornecer o sistema radicular com fotoassimilados<sup>[15][54]</sup>.

### **3.7. Padrão de variação dos hidratos de carbono e proteínas**

Em todas as plantas caducifólias a acumulação de reservas é necessária para suportar os novos crescimentos de Primavera. O padrão de acumulação e utilização das reservas em framboesas não remontantes segue o padrão universalmente aceite para as plantas lenhosas<sup>[23][55]</sup>. A acumulação de reservas é muito sensível às práticas culturais e às condições ambientais limitantes, principalmente no fim da estação, e o seu decréscimo pode afectar profundamente o desempenho da cultura.

Durante o período de Inverno, os hidratos de carbono acumulam-se preferencialmente sob a forma de amido nas raízes e lançamentos<sup>[55][56]</sup>. Estas concentrações elevadas de amido podem ser convertidas em açúcares nos meses de Inverno como forma da planta aumentar a sua resistência ao frio<sup>[34][57][58]</sup>.

Os hidratos de carbono são os principais constituintes das reservas nas plantas mas o azoto é também um elemento de reserva importante. As reservas em azoto são compostas por uma fracção solúvel e uma insolúvel, estando os teores de proteína muito dependentes dos teores em hidratos de carbono<sup>[59]</sup>. A análise de proteínas em framboesas tem incidido fundamentalmente em moléculas com aproveitamento bio-fungicida<sup>[60][61][62]</sup> e com importância determinante na qualidade dos frutos<sup>[63][64]</sup>. Estudos de caracterização de compostos promotores da saúde humana têm tido forte incremento desde o reconhecimento de propriedades anticancerígenas dos frutos da framboesa<sup>[65][66][67]</sup>.

## 4. O melhoramento da framboesa

As framboesas vermelhas têm sido cultivadas e melhoradas desde o século XIV. De início, através do desenvolvimento de variedades primárias e, a partir de 1800, através da hibridação<sup>[1]</sup>. No entanto, o primeiro artigo científico sobre o melhoramento das framboesas foi publicado em 1913<sup>[68]</sup>.

### 4.1. Principais objectivos do melhoramento da framboesa vermelha

- **Qualidade do fruto**

Em termos de qualidade da fruta, tem-se procurado melhorar características como o tamanho do fruto, o brilho, a firmeza, a cor e o sabor. A selecção (para mercados europeus) dá preferência a tamanhos grandes e cultivares menos brilhantes. A necessidade de obtenção de firmeza obrigou a ir buscar esta característica à espécie *Rubus occidentalis* uma vez que a espécie *Rubus idaeus* não possui esta característica. Este é um objectivo comum a todos os programas de melhoramento. A firmeza do fruto é uma característica aditiva, pelo que permite ganhos genéticos muito rápidos em programas de melhoramento. O melhoramento tem também procurado a obtenção de cores diferentes. Embora o mercado prefira a cor vermelha, existe também procura de frutos amarelos e pretos. Nas framboesas vermelhas o sabor a tanino é mais acentuado devido a um maior teor em compostos fenólicos e antioxidantes. Um outro aspecto importante que tem sido objecto de melhoramento tem a ver com a capacidade de separação do fruto do receptáculo. Assim, o fruto deve destacar-se de forma fácil, mas não de forma excessivamente fácil, para evitar que caia antes da colheita.

- **Rendimento**

O rendimento à colheita depende de várias componentes, incluindo o número de laterais, o número de frutos por lateral, e o tamanho do fruto. O melhoramento para elevado rendimento pode incidir sobre uma ou várias destas componentes. É importante garantir entrenós curtos, muitos ramos laterais e

muitos frutos em cada lateral. A selecção para alto rendimento é fácil, sendo 1kg/lançamento facilmente atingível. O tamanho do fruto pode variar entre 5 e 7g, dependendo do número e tamanho das drupéolas.

- **Resistência a pragas e doenças**

A resistência a pragas e doenças tem sido um objectivo do melhoramento Europeu. Os maiores problemas fitossanitários na framboesa são os causados pelo RBDV (raspberry bushy dwarf virus), transmitido por pólen infectado, e a podridão radicular, causada pelo fungo *Phytophthora erythroseptica*.

A obtenção de cultivares isentas de vírus tem sido um grande objectivo em termos de melhoramento, na medida em que não há possibilidade de tratamento após a plantação. A tentativa de erradicação por via da termoterapia seguida de cultura de meristemas tem dado resultados importantes. Outras estratégias de resistência a vírus têm passado pela tentativa de obtenção de resistência contra os vectores dos vírus (principalmente aos afídeos) e a obtenção de tolerância (utilização de progenitores tolerantes, sem sinais de infecção, e selecção de descendências que apresentem característica de tolerância).

Nas doenças, também se tentou resistência aos fungos *Phragmidium rubi-idaei*, que causa a ferrugem, e ao *Botrytis cinerea*, responsável pela podridão cinzenta, tanto na fase pré como pós-colheita. Tem-se procurado seleccionar cultivares resistentes ou, pelo menos, com menor susceptibilidade, existindo genótipos dentro do género *Rubus* que preenchem esta condição. Outra abordagem para conseguir resistência a doenças passou por seleccionar cultivares com características morfológicas que evitem o desenvolvimento de doenças. A selecção de características morfológicas como boa separação e exposição dos frutos, facilidade de colheita, firmeza, ausência de excesso de folhagem e bom estado fitossanitário dos lançamentos tem contribuído para a obtenção indirecta de resistência a doenças causadas por fungos.

Dentro das pragas, um dos principais problemas são os afídeos. A resistência ao *Amphorophora agathonica* Hottes é controlada

geneticamente e, apesar de ter já sido ultrapassada por algumas raças, continua a ser importante para reduzir a transmissão de vírus e aumentar a duração da plantação. Tentou-se também obter resistência a outras pragas, como gorgulhos, vectores também de outros fitopatogénios, e ao escaravelho da framboesa *Byturus tomentosus*.

A utilização de cultivares remontantes, em que os lançamentos são retirados após a colheita do fruto, reduz o problema de permanência de problemas fitossanitários de um ano para o outro.

- **Factores ambientais**

Resistência ao frio: tem-se tentado obter cultivares resistentes às baixas temperaturas.

Época de colheita: O melhoramento tem-se dedicado à obtenção de cultivares remontantes de produção temporã.

Resposta ao fotoperíodo: o comportamento de resposta aos dias curtos das diferentes cultivares depende do clima. Cultivares de dias curtos em climas de estações quentes e longas apresentam problemas de quebra da dormência. As cultivares remontantes têm menor rendimento mas são mais facilmente manipuláveis nos diferentes ambientes.

Maturação precoce: procura-se obter cultivares de ciclo curto, por volta de 120 dias. Procura-se também que os lançamentos estejam em produção 4 a 6 semanas.

Características morfológicas: Framboesas sem espinhos: é uma característica controlada por um gene recessivo e pode ser seleccionada muito cedo, na fase de plântula. É uma característica muito importante no caso de cultivares destinadas à colheita mecânica.

Facilidade de abscisão: o lançamento deve ser flexível para permitir a colheita sem partir os laterais frutíferos.

#### **4.2. Metodologias utilizadas no melhoramento**

O melhoramento em framboesa tem sido feito com recurso ao método clássico: polinização controlada (hibridação) com genótipos que possuem a característica de interesse, germinação das sementes resultantes do cruzamento e selecção de descendências com as características desejadas.

Nos programas de melhoramento em framboesa tende a preferir-se genes principais dominantes, cuja transferência e acumulação é mais fácil e o processo de selecção com descendências pequenas mais adequado. A homozigocidade para genes principais pode ser obtida de forma relativamente expedita e as descendências de progenitores homozigóticos para a característica não necessitam de rastreio, facilitando todo o processo.

O processo de hibridação envolve várias etapas. Inicia-se pela recolha do pólen do progenitor a utilizar, e a emasculação (normalmente com remoção das sépalas, pétalas e estames) das flores a polinizar. Segue-se a polinização controlada com o pólen recolhido e a colheita do fruto desenvolvido. As sementes são tratadas quimicamente sendo por vezes necessário submetê-las a tratamento de frio e utilização de ácido sulfúrico. Após a germinação, inicia-se o processo de análise das descendências e selecção, havendo características que podem ser seleccionadas na fase de plântula.

A maioria dos programas de melhoramento encontram-se em países como os EUA, no lado do Pacífico, Canadá, Reino Unido e Polónia. Os programas mais bem sucedidos incluem os de British Columbia (Tulameen) e SCRI (Glen Ample). O melhoramento de cultivares remontantes tem passado essencialmente por East Malling (Autumn Bliss e Autumn Cascade), Medway Fruits (Joan Squire e Joan J), Polónia (Polana e Polka) e Suíça (Himbo-Top). Mais recentemente surgiram as cultivares Erika e Sugana.

Alguns trabalhos têm sido feitos na obtenção de organismos geneticamente modificados (OGM's) em framboesa, nomeadamente na área da indução à partenocarpia tendo em vista o aumento da produtividade das plantas<sup>[69]</sup>. A transferência genética tem sido outra área de intenso estudo tendo como principal objectivo lançar variedades de amora (*Rubus* sp.) com o hábito de frutificação remontante<sup>[70][71]</sup>.

### **4.3. Propagação e direitos sobre o material vegetal**

As framboesas são propagadas vegetativamente (clonalmente). O acordo internacional UPOV foi assinado por vários países da Europa, os EUA, vários países da Ásia e Austrália, mas não pela China. Este acordo regula a propriedade do material vegetal melhorado e as contrapartidas financeiras associadas à venda de variedades. As variedades obtidas têm que preencher requisitos de novidade, uniformidade, estabilidade e homogeneidade. Têm que ter sido obtidas, não podem ser selvagens. Pelo menos tem que haver uma geração de melhoramento. Quando o melhorador se candidata a direitos de melhorador, há duas assumpções importantes:

- 1) O melhorador aceita que outras pessoas usem essa variedade para melhoramento;
- 2) O melhorador não pode exigir pagamento de direitos em relação à produção de propágulos (lançamentos) para uso próprio, isto é, o agricultor pode produzir propágulos para renovar a sua plantação.

Há períodos (15-25 anos) em que a propriedade das variedades é garantida. Durante este período, pode ser exigido o pagamento de direitos de melhorador aquando da venda de cada propágulo (15 a 25% do custo do propágulo são direitos de propriedade). Há também a hipótese de pagar os direitos sobre o produto final, em alternativa aos direitos sobre o propágulo. Quando bem organizado, tanto os melhoradores quanto os produtores preferem o pagamento de direitos sobre o produto final.

Nos programas de melhoramento com fundos públicos, a entidade que detém os direitos tem a obrigação de comercializar a variedade sem restrições. Os melhoradores privados não têm que obedecer a esta regra, podem manter o controlo da variedade, patenteá-la e manter a licença de propagação, mantendo restrito o acesso à variedade. Podem manter com os agricultores acordos para cultivar as variedades, mas não a vendem. Assim, os agricultores não podem propagá-la nem para renovo da plantação.

#### 4.4. O melhoramento da framboesa remontante

As características apresentadas pelas framboesas remontantes são conhecidas desde há muitos anos. A primeira referência à particularidade da formação de frutos no primeiro ano de crescimento data de 1806. Desde aí tendo sido frequente a sua observação<sup>[72]</sup>. Esta capacidade de produção não é exclusiva das framboesas vermelhas, pois surge também nas framboesas púrpuras e pretas.

Existem dois grandes pólos de melhoramento das framboesas remontantes. Os Estados Unidos da América, onde tiveram início os programas de melhoramento em 1934, e a Horticulture Research International - East Mailing (HRI) onde o melhoramento decorre desde 1950<sup>[5]</sup>.

Os primeiros trabalhos de melhoramento para obtenção de cultivares remontantes tiveram lugar nos EUA onde foi utilizada a cultivar 'Lloyd George' e suas derivadas. Os resultados foram fracos em relação à característica da "remontância". Foi então introduzido no melhoramento a cultivar 'September' e duas selecções de *R. idaeus* subsp. *strigosus*, mas apenas cinco por cento das plantas obtidas produziram suficientemente cedo para poderem ser prometedoras.

Na Europa o melhoramento iniciou-se com um leque maior de material vegetal que incluía cultivares remontantes, não remontantes e espécies selvagens. No início do programa e para evitar os mesmos problemas verificados nos Estados Unidos, foram efectuados cruzamentos no sentido da precocidade. Foi utilizada então a espécie herbácea *R. articus*, com essa finalidade e só depois se efectuaram os cruzamentos com a cultivar 'Lloyd George'. O principal critério de selecção foi sempre a precocidade, facto que originou problemas, dado que os dadores da precocidade transmitem más características de textura e coesão do fruto. Nos cruzamentos mais recentes foi utilizada a *R. spectabilis* como dadora da precocidade, embora não seja ela própria uma espécie remontante<sup>[73]</sup>.

Tal como no caso americano, os progressos no melhoramento foram muito lentos dado que a maioria das plantas tiveram que ser eliminadas. Em 1983 uma cultivar precoce, com frutos grandes e boa produtividade

foi lançada a partir da selecção '3676/78', com o nome de 'Autumn Bliss'.

Actualmente o melhoramento assenta nas cultivares 'Autumn Bliss', 'Heritage' e 'Zeva Herbsternte', e em derivados da *R. spectabilis* e *R. odoratus*, o que tem levado a melhores e mais rápidos progressos no melhoramento das framboesas remontantes. O número de cultivares hoje disponíveis é extremamente elevado.

Foi considerado de início que a capacidade de florir e frutificar no lançamento do ano era devido a um único gene que foi então designado por *at*. No entanto, as plantas obtidas a partir de cruzamentos entre variedades remontantes nem sempre expressam esta característica de uma forma intensa e uniforme. Estudos conduzidos no Reino Unido provaram que a característica remontante era predominantemente de carácter quantitativo e bastante influenciada pelo meio. Esta característica parece assim ser regulada por um sistema genético complexo onde o ambiente e o vigor da planta tem um efeito directo na sua expressão. Plantas vigorosas, estações de crescimento maiores e temperaturas outonais elevadas, têm um efeito decisivo na colheita de Outono.

A expressão da característica de "remontância" resulta da combinação de dois processos: a diferenciação floral no gomo terminal e a paragem do alongamento do lançamento. É provável haver interacção destes dois processos de desenvolvimento com as condições ambientais, o que provoca a variabilidade da sua expressão. As cultivares mais precoces são aquelas em que a diferenciação floral se dá mais cedo, enquanto os lançamentos ainda se encontram em alongamento rápido e as temperaturas se mantêm favoráveis para um rápido amadurecimento do fruto<sup>[4]</sup>.

A cultivar 'Heritage' foi a mais cultivada em todo o Mundo. No entanto, tem-se observado uma grande diversificação da oferta de cultivares de framboesa remontante o que tem levado a uma grande diversidade de frutos no mercado. As cultivares 'Autumn Bliss' e 'Heritage' têm sido substituídas, na Europa, pela 'Polka', 'Himbo-Top' e 'Joan Squire'.

As cultivares remontantes não estão aptas a competir com as não remontantes considerando a maioria das características produtivas. No



entanto, é possível melhorar o desempenho das cultivares remontantes através da utilização de túneis de polietileno<sup>[74][75][76][77][78]</sup>.

As cultivares de framboesa remontante actualmente disponíveis no mercado não estão adaptadas às condições climáticas do sul da Europa. Nenhuma linha de melhoramento pública tem actualmente como principal objectivo a obtenção de cultivares remontantes inermes e de produção temporã, que cresçam em dias curtos (para produção antecipada) e com baixas necessidades de frio. A qualidade e produtividade, bem como a resistência aos ácaros e à ferrugem serão também factores determinantes do sucesso de uma cultivar.

## 5. Referências bibliográficas

1. Jennings, D. L. 1988. Raspberries and Blackberries: Their Breeding, Diseases and Growth. *Academic Press*, London. 230p.
2. Pritts, M. P. e Handley, D. 1989. Bramble Production Guide. *Northeast Regional Agricultural Engineering Service nº 35* 189p.
3. Hudson, J. P. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. I. Morphology and development of the raspberry plants. *Journal of Horticultural Science* 34: 163-169.
4. Keep, E. 1961. Autumn-fruiting in raspberries. *Journal of Horticultural Science* 36: 174-185.
5. Keep, E. 1988. Primocane (autumn)-fruiting raspberries: a review with particular reference to progress in breeding. *Journal of Horticultural Science* 63: 1-18.
6. Williams, I. H. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. II. Field observations on the variety Malling Promise. *Journal of Horticultural Science* 34: 170-175.
7. Williams, I. H. 1960. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. V. Dormancy and flowering of the mature shoot. *Journal of Horticultural Science* 35: 214-220.
8. Christensen, J. R. 1947. Root studies. XI. Raspberry root systems. *Journal of Horticultural Science* 23: 218-231.
9. Atkinson, D. 1973. Seasonal changes in the length of white unsuberized root on raspberry plants grown under irrigated conditions. *Journal of Horticultural Science* 48: 413-419.

10. Hudson, J. P. 1954. Propagation of plants by root cuttings. I. Regeneration of raspberry root cuttings. *Journal of Horticultural Science* 29: 27-43.
11. Galletta, G. J. e Himelrick, D. G. 1989. Raspberry management. In: G. J. Galletta e D. G. Himelrick (eds.). *Small fruit crop management*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.
12. Waldo, G. F. 1934. Fruit bud formation in brambles. *Proceedings of American Society for Horticultural Science* 30: 263-267.
13. Wood, C. A. e Robertson, M. 1957. Observations on the fruiting habit of the red raspberry (*Rubus idaeus* L.) and on an occurrence of cane "Die-back" in Scotland. *Journal of Horticultural Science* 32: 172-183.
14. Brierley, W. G. 1931. Transpiration in new and old canes of the Latham raspberry. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 28: 188-193.
15. Brierley, W. G. e Landon, R. H. 1936. Some evidence relating to the downward movement of photosynthate in fruiting canes of the red raspberry. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 34: 377-380.
16. Williams, I. H. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. IV. Flower initiation and development of the inflorescence. *Journal of Horticultural Science* 34: 219-228.
17. Dale, A. 1979. Varietal differences in the relationships between some characteristics of red raspberry fruiting laterals and their position on the cane. *Journal of Horticultural Science* 54: 257-265.
18. Moore, J. N. e Caldwell, J. D. 1985. Rubus. In: Halevy, A. H. (Ed.). *CRC Handbook of Flowering Vol. IV*: 226-237.
19. Pesson, P. e Louveaux, J. 1984. Pollinisation et productions végétales. INRA, Paris.
20. Daubeny, H. A. 1971. Self-fertility in the red raspberry cultivars and selections. *Journal of American Society for Horticultural Science* 96: 588-591.
21. Robbins, J. e Sjulín, T. M. 1988. Scanning electron microscope analysis of the druplet morphology of the red raspberry and related *Rubus* genotypes. *Journal of American Society for Horticultural Science* 113: 474-480.
22. Williams, I. H. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. III. Growth and dormancy of young shoots. *Journal of Horticultural Science* 34: 210-218.
23. Whitney, G. 1982. The productivity and carbohydrate economy of a developing stand of *Rubus idaeus*. *Canadian Journal of Botany* 60: 2697-2703.
24. Coutinho, A. P. 1939. *Flora de Portugal*. 2ª Edição Bertrand, Lisboa.

25. Jennings, D. L., Carmichael, E. e Costin, J. J. 1972. Variation in the time of acclimation of raspberry canes in Scotland and Ireland and its significance for hardiness. *Horticultural Research* 12: 187-200.
26. Vasilakakis, M. D., McCown, B. H. e Dana, M. N. 1980. Low temperature and flowering of primocane-fruited red raspberries. *HortScience* 15: 750-751.
27. Takeda, F. 1993. Chilling affects flowering of primocane-fruited 'Heritage' red raspberry. *Acta Horticulturae* 352: 247-252.
28. Carew, J. G., Mahmood, K., Darby J., Hadley, P. e Battey N. H. 2001. The effects of low temperatures on the vegetative growth and flowering of the primocane fruited raspberry 'Autumn Bliss'. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 76: 264-270.
29. Oliveira P. B. e Lopes-da-Fonseca, L. 2001. Ensaio de adaptação varietal de amoras e framboesas à região do Sudoeste Alentejano. *Actas do I Colóquio Nacional da Produção de Morango e Outros Pequenos Frutos*. 151-161.
30. Neto, C. B. 1997. Evolução dos hidratos de carbono e proteína solúvel em framboesas remontantes em cultura protegida. *Relatório final de curso*. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
31. Mathers, B. A. 1952. A study of fruit-bud development in *Rubus idaeus* L. *Journal of Horticultural Science* 27:266-272.
32. Vasilakakis, M. D., Struckmeyer, B. E. e Dana, M. M. 1979. Temperature and development of red raspberry flower buds. *Journal of American Society for Horticultural Science* 104: 61-62.
33. Haltvick, E. T. e Struckmeyer, B. E. 1965. Blossom bud differentiation in red raspberry. *Proceedings of American Society for Horticultural Science* 87: 234-237.
34. Crandall, P. C., Allmendinger, D. F., Chamberlain, J. D. e Biderbost, K. A. 1974. Influence of cane number and diameter, irrigation, and carbohydrate reserves on the fruit number of red raspberries. *Journal of American Society for Horticultural Science* 99: 524-526.
35. Waister, P. D., Cormack, M. R. e Sheets, W. A. 1977. Competition between fruiting and vegetative phases in the red raspberry. *Journal of Horticultural Science* 52: 75-85.
36. Wright, C. J. e Waister, P. D. 1982. Within-plant competition in the red raspberry. I. Primocane growth. *Journal of Horticultural Science* 57: 437-442.
37. Wright, C. J. e Waister, P. D. 1982. Within-plant competition in the red raspberry. II. Fruiting cane growth. *Journal of Horticultural Science* 57: 443-448.

38. Lawson, H. M. e Wiseman, J. S. 1983. Techniques for the control of cane vigour in red raspberry in Scotland: effects of timing and frequency of cane removal treatments on growth and yield in cv Glen Clova. *Journal of Horticultural Science* 58: 247-260.
39. Dale, A. 1989. Productivity in red raspberries. *Horticultural Reviews* 11: 185-228.
40. Oliveira, P. B., Oliveira, C. M. e Monteiro, A. A. 2004. Pruning date and cane density affect primocane development and yield of red raspberry 'Autumn Bliss'. *HortScience* 39: 520-524.
41. Oliveira, P. B., Oliveira, C. M. e Monteiro, A. A. 2002. Influência da Intensidade de corte e do número de lançamentos na produtividade das framboesas remontantes em cultura protegida. *Actas de Horticultura* 37: 919-926
42. Wright, C. J. e Waister, P. D. 1986. Canopy structure and light interception in the red raspberry. *Acta Horticulturae* 183: 273-284.
43. Palmer, J. W., Jackson, J. E. e Ferree, D. C. 1987. Light interception and distribution in horizontal and vertical canopies of red raspberries. *Journal of Horticultural Science* 62: 493-499.
44. Braun, J. W., Garth J. L. e Brun C. A. 1989. Distribution of foliage and fruit in association with light microclimate in the red raspberry canopy. *Journal of Horticultural Science* 64: 565-572.
45. Fernandez, G. E. e Pritts, M. P. 1996. Carbon supply reduction has a minimal influence on current year's red raspberry (*Rubus idaeus* L.) fruit production. *Journal of American Society for Horticultural Science* 121: 473-477.
46. Freeman, J. A. e Daubeny, H. A. 1986. Effect of chemical removal of primocanes on several raspberry cultivars. *Acta Horticulturae* 183:215-222.
47. Freeman, J. A., Brookes, V. R. e Daubeny, H. A. 1989. Effect of continual primocane removal on several raspberry cultivars. *Acta Horticulturae* 262: 341-347.
48. Flore, J. A. e Layne D. R. 1999. Photoassimilate production and distribution in cherry. *HortScience* 34: 1015-1019.
49. Loescher, W. H., McCamant, T. e Keller, J. D. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience* 25: 274-281.
50. Braun, J. W. e Garth J. L. 1984. Intracane yield compensation in the red raspberry. *Journal of American Society for Horticultural Science* 109: 526-530.
51. Dalman, P. 1989. Within-plant competition and carbohydrate economy in the red raspberry. *Acta Horticulturae* 262: 269-276.

52. Waister, P. D. e Wright, C. J. 1989. Dry matter partitioning in cane fruits. *Manipulation of fruiting* (Ed. C.J. Wright). Butterworths, Londres. pp. 51-61
53. Fernandez, G. E. e Pritts, M. P. 1994. Growth, carbon acquisition, and source-sink relationships in 'Titan' red raspberry. *Journal of American Society for Horticultural Science* 119: 1163-1168.
54. Privé, J. P., Sullivan, J. A. e Proctor, J. A. 1994. Carbon partitioning and translocation in primocane-fruiting red raspberries (*Rubus idaeus* L.). *Journal of American Society for Horticultural Science* 119: 604-609.
55. Engard, C. J. 1939. Translocation of carbohydrates in the Cuthbert raspberry. *Botanical Gazette* 100: 439-464.
56. Snyder, J. C. e Richey, H. W. 1930. Carbohydrate composition of protected and unprotected raspberry canes. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 27: 146-150.
57. Palonen, P. 1999. Relationship of seasonal changes in carbohydrates and cold hardiness in canes and buds of three red raspberry cultivars. *Journal of American Society for Horticultural Science* 124: 507-513.
58. Jennings, D. L. e Carmichael, E. 1975. Some physiological changes occurring in overwintering raspberry plants in Scotland. *Horticultural Research* 14: 103-108.
59. Oliveira, C. M. e Pristley, C. A. 1988. Carbohydrate reserves in Deciduous fruit trees. *Horticultural Reviews* 10: 403-430.
60. Liernart, Y., Gautier, C. e Domard, A. 1991. Isolation from *Rubus* cell-suspension cultures of a lectin specific for glucosamine oligomers. *Planta* 184: 8-13.
61. Johnston, D. J., Ramanathan, V. e Williamson, B. 1993. A protein from immature raspberry fruits which inhibits endopolygalacturonases from *Botrytis cinerea* and other micro-organisms. *Journal of Experimental Botany* 44: 971-976.
62. Borejsza, W. W. e Hrazdina, G. 1996. Aromatic polyketide synthases. Purification, characterization, and antibody development to benzalacetone synthase from raspberry fruits. *Plant Physiology* 110: 791-799.
63. Stewart, D., Lanetta, P. e Davies, H. V. 1999. Changes in the raspberry cell wall during ripening. A compositional and structural study. *Acta Horticulturae* 505: 427-428.
64. Amrita-Kumar e Ellis, B. E. 2003. 4-Coumarate: CoA ligase gene family in *Rubus idaeus*: cDNA structures, evolution, and expression. *Plant Molecular Biology* 51: 327-340.

65. Daniel, E. M., Kurpnick, A. S., Heur, Y. H., Blinzler, J. A., Nims, R. W. e Stoner, G. D. 1989. Extraction, stability, and quantitation of ellagic acid in various fruits and nuts. *Journal of Food Composition and Analysis* 2: 338-349.
66. Moyer, R., Hummer, K., Wrolstad, R. E. e Finn, C. 2002. Antioxidant compounds in diverse *Ribes* and *Rubus* germplasm. *Acta Horticulturae* 585: 501-505.
67. Weber, C. e Liu, R. H. 2002. Antioxidant capacity and anticancer properties of red raspberry. *Acta Horticulturae* 585: 451-457.
68. Moore, J. N. 1979. Small fruit breeding – A rich heritage, a challenging future. *HortScience* 14: 333-341.
69. Mezzetti, B., Landi, L. e Spena, A. 2002. Biotechnology for improving *Rubus* production and quality. *Acta Horticulturae* 585: 73-78.
70. McNicol, R. J. e Graham, J. 1999. Genetic transformation of *Rubus* and *Ribes*. *Acta Horticulturae* 505: 207-214.
71. Mezzetti, B., Landi, L., Phan, H. B. e Lim, K. Y. 1999. Protoplast technology and regeneration studies for *Rubus* breeding. *Acta Horticulturae* 505: 215-222.
72. Brierly, W. G. 1931. Notes on the fall flowering habit of the red raspberry. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 28: 180-181.
73. Knight, V. H. 1991. Use of the salmonberry, *Rubus spectabilis* Pursh. in red raspberry breeding. *Journal of Horticultural Science* 66: 575-581.
74. Lantin, B., Chavagnat, A., Maillet, J. P. e Laury, J. C. 1971. La culture de la framboise sous abris légers est-elle possible? *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraichers* 122: 47-51.
75. Nonnecke, G. R. e Taber, H. G. 1989. Effects of row cover on vegetative and reproductive growth of 'Heritage' red raspberry. *Acta Horticulturae* 262: 391-394.
76. Oliveira, P. B., Oliveira, C. M., Lopes-da-Fonseca, L. e Monteiro, A. A. 1996. Off-season production of primocane-fruiting red raspberry in mild winter climate using summer-pruning and polyethylene tunnels. *HortScience* 31: 805-807.
77. Oliveira, P. B., Oliveira, C. M., Machado, P. V., Lopes-da-Fonseca, L. e Monteiro, A. A. 1998. Improving off-season production of primocane-fruiting red raspberry by altering summer-pruning intensity. *HortScience* 33: 31-33.
78. Pritts, M. P., Langhans, R. W., Whitlow, T. H., Kelly, M. J. e Roberts, A. 1999. Winter raspberry production in greenhouses. *HortTechnology* 9: 13-15.

